竹织叶野螟成虫求偶行为及其雌蛾性信息素分泌腺超微结构

刘 曼[1,2], 杨茂发[1,*], 徐思远[1], 姚松林[3]

(1. 贵州大学昆虫研究所, 贵州山地农业病虫害重点实验室, 贵阳 550025; 2. 贵州省生物研究所, 贵阳 550009; 3. 贵州省山地资源研究所, 贵阳 550001)

摘要:【目的】蛾类昆虫性信息素的合成和释放与求偶行为的发生是一致的,其合成和释放的器官是性信息素腺体。为深入了解竹织叶野螟性信息素的分泌生理,开展了竹织叶野螟求偶行为及其性信息素腺体超微结构的研究。【方法】在光周期 14L: 10D、温度 26 ± 2℃、相对湿度 80% ± 10% 的室内条件下,观察研究了竹织叶野螟的求偶行为;依据求偶规律研究结果,选取最活跃日龄雌蛾,在暗期求偶高峰时间段,充分挤压其腹部末端,然后于第 8 节处横向切下,将切下的腹末标本处理后,借助显微镜和扫描电镜观察性信息素腺体的表面特征及超微结构。【结果】竹织叶野螟雌雄蛾求偶均具一定的程序性,且求偶行为只发生在暗期,暗期前 5 h 内雌蛾求偶率较低,6 h 后求偶率明显升高,并在暗期 7 - 8 h 达到求偶高峰;求偶率与雌蛾日龄有密切关系,3 日龄雌蛾求偶率最高,持续时间也最长。竹织叶野螟性信息素分泌腺位于腹部第 8 - 9 节节间膜上,是一完整的环状结构,显微镜下观察其分泌腺为一乳白色囊状体,扫描电镜下其腹面囊状体迂回褶皱多,大体分为 3 个褶皱区,除第 1 褶皱区外,其余褶皱区表面密布乳突、凹陷沟和刺状物,且刺状物顶端有孔;背面囊状体皱褶少,其表面形态与第 2 和第 3 褶皱区相似。【结论】研究结果有助于了解竹织叶野螟性信息素合成和释放的时辰节律,也为该虫性信息素的准确提取和鉴定、性信息素的生物合成及利用提供了科学依据。

关键词: 竹织叶野螟; 求偶行为; 性信息素腺体; 形态; 超微结构

中图分类号: Q968 **文献标识码**: A **文章编号**: 0454-6296(2014)08-0879-10

Calling behavior of adult *Algedonia coclesalis* (Lepidoptera: Pyralidae) and the ultrastructure of the sex pheromone-producing glands in its female adults

LIU Man[1,2], YANG Mao-Fa[1,*], XU Si-Yuan[1], YAO Song-Lin[3] (1. Institute of Entomology, Guizhou University; Guizhou Provincial Key Laboratory for Agricultural Pest Management of the Mountainous Region, Guiyang 550025, China; 2. Guizhou Biological Institute, Guiyang 550009, China; 3. Institute of Mountain Resources, Guiyang 550001, China)

Abstract: 【Aim】The production and release of sex pheromone are synchronous with calling behaviour in the moth, and the organs producing and releasing sex pheromone are pheromone-producing glands. In order to understand the secretion characteristics of sex pheromone, the calling behavior and ultrastructure of the sex pheromone-producing glands of *Algedonia coclesalis* were studied.【Methods】The calling behavior of adult *A. coclesalis* was observed under controlled laboratory conditions of 26 ± 2℃, 80% ± 10% RH and 14L: 10D photoperiod. According to the results of calling rhythm, the most active female moth was selected and the terminal abdominal segment was extruded fully. The 8th abdominal segment was cut transversely and was observed by microscopy and scanning electron microscopy (SEM), respectively.【Results】The calling behavior of both females and males had procedures and only occurred in dark period. The calling rate was lower within 5 h of the scotophase, but increased significantly at 6 h after the initiation of scotophase and reached the peak at the 7th - 8th hour of scotophase. The calling

基金项目: 贵州省自然科学技术基金项目——竹织叶野螟性信息素的提取、鉴定及生物活性测定[黔科合 J 字(2009)2012]; 贵州省"十一五"重大科技攻关项目子项目——贵州主要栽培竹种灾害性有害生物防治技术研究(2007-6002-0303); 中国西南世界银行扶贫项目——经济林木病虫害监测与控制研究(AATP)

作者简介: 刘曼, 女, 1983 年生, 安徽淮北人, 博士研究生, 助理研究员, 从事昆虫化学生态学研究, E-mail: freemyself516@hotmail.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: gdgdly@126.com

收稿日期 Received: 2014-03-06; 接受日期 Accepted: 2014-06-20

rate had a close relation with the age of female moth, and the 3 day-old female moth had the highest calling rate and longest calling duration. It was observed that the gland was full ring-like structure situated on the segmental membrane between the 8th and 9th segments, and it was milky white bursa under microscope. Ventral bursa was multiply wrinkled under SEM, which was roughly divided into three wrinkled regions. The surfaces of wrinkled regions except the 1st one are covered with the papillae, concave groove and spine, and the spine has a hole on the top. The bursa on the back has fewer wrinkles, and the 1st wrinkled region has the similar surface morphology with the 2nd and 3rd ones. 【Conclusion】The results could help us understand the circadian rhythm of pheromone biosynthesis and release, and further provide scientific basis for the biosynthesis, accurate extraction and identification, and application of sex pheromones.

Key words: *Algedonia coclesalis*; calling behavior; sex pheromone-producing gland; morphology; ultrastructure

竹织叶野螟 *Algedonia coclesalis* Walker 属鳞翅目螟蛾科,俗名竹螟、竹苞虫、竹卷叶虫,是竹子主要害虫之一。国内已知分布于江苏、浙江、安徽、山东、河南、江西、湖南、湖北、广东、广西、四川、贵州、台湾等省(区),国外分布于印度、缅甸、印度尼西亚(萧刚柔,1992;刘曼等,2009a,2009b,2012, 2013)。该虫以幼虫吐丝卷苞蚕食叶片,严重时竹子上虫苞累累,致使大量落叶,竹子枯死,可为害毛竹 *Phyllostachys heterocycla* cv *pubescens*、吊丝竹 *Dendrocalamus minor*、撑绿竹 *Bambusa pervariabilis* × *Dendrocalamopsis daii* 等百余种竹子(徐天森和王浩杰, 2004),在西南地区对撑绿竹的危害尤其严重,在贵州省赤水市暴发成灾,竹林受害率高达 90%(刘曼等, 2009b),造成了严重的经济损失。由于该虫卷叶危害,竹叶本身对其就有保护作用,不易被天敌发现,而近些年一直采用的化学防治也难以达到很好的效果。因此,急需探索一条经济有效的防治途径。

利用性信息素防控害虫,已在害虫综合治理中得到广泛应用。性信息素是昆虫在求偶过程中释放的一种微量化学物质,其合成和释放的主要器官就是性信息素腺体。国内外诸多学者对鳞翅目昆虫的求偶(Howlader and Gerber, 1986; Eiras, 2000; Castrejon Gómez and Rojas, 2006; Ambrogi *et al.*, 2009;王焱等, 2009;李咏玲等, 2010;Dinesh and Venkatesha, 2013)及性信息素腺体(Jefferson *et al.*, 1968;Klun,1968;甘雅玲等,1996;Raina *et al.*,2000; Ma and Roelofs, 2002;Raspoting *et al.*, 2003;李咏玲等, 2008;Boi *et al.*, 2009;杨美红等,2011;荆小院等, 2012)进行过研究。但未见有关竹织叶野螟求偶及性信息素腺体超微结构的报道。

为进一步研究性信息素的分泌生理,更好地利用性信息素防控该虫,作者在深入了解竹织叶野螟求偶行为的基础上,对该虫性信息素腺体位置及超微结构进行详细研究,一方面为研究性腺的形态及组织学提供科学依据,另一方面为竹织叶野螟性信息素的准确提取和鉴定、性信息素的生物合成及利用性信息素进行林间大量诱捕和干扰交配提供可靠的依据。

1 材料与方法

1.1 试虫及其饲养

2012 年 7 月上旬,在贵州省赤水市宝源镇采集竹织叶野螟幼虫,带于智能人工气候室(宁波江南仪器制造厂)中饲养多代。人工气候室光周期为 14L: 10D,温度为 26 ± 2℃,相对湿度为 80% ± 10%。幼虫 3 龄前在罐头瓶(高度约 11 cm,直径约 7.5 cm)内小量群养,3 龄后转入塑料整理箱(30 cm ×18 cm×16 cm)内大量群养,并在箱底装约 5 cm 的沙壤土。将竹叶叶柄插入花泥中饲养幼虫,每日更换发黄竹叶,箱盖上扎有两排小孔保证空气流通。幼虫化蛹后转移到透明罐头瓶内单头饲养,瓶内置入湿棉团,每天更换,瓶口用套有纱布的橡皮筋固定,逐日检查羽化情况,把同日羽化的成虫按雌雄分开,分别放于不同养虫笼(高 40 cm,直径 20 cm)内,并置于颠倒光周期的人工气候室内,喂 10% 的蔗糖水,待用。

1.2 竹织叶野螟成虫求偶行为研究

雄蛾求偶行为观察:由预实验可知,雄蛾不能自发求偶,故将当日羽化的竹织叶野螟成虫按雌: 雄 = 1: 1 成对放入透明罐头瓶中,共 20 对(瓶),用来观察雄蛾求偶行为。

雌蛾求偶行为研究:将当日羽化的竹织叶野螟雌虫单头放入透明罐头瓶中,分 3 组试验,每组 20 头,共 60 头(瓶)。从暗期开始每 20 min 观察 1 次,

直至暗期结束后 20 min,按编号记录每头雌蛾的求偶情况。观察时采用弱红光光源,以免干扰雌蛾的求偶行为。雌虫求偶行为以雌虫产卵器的外伸或伸缩为标准,明显的产卵行为(产卵器点碰基质并有卵产出)不计为求偶。从 1 日龄开始,连续观察 7 d,逐日计算每小时内的雌虫求偶百分率以及平均求偶起始时间、平均求偶终止时间和平均求偶持续时间。

上述试验的每个罐头瓶中放有 1 个用 10% 蜂蜜水浸湿的脱脂棉球提供营养,瓶口用纱布封上,纱布透风良好。行为观测记录方法参照 Ambrogi (2009),略有改动。

1.3　竹织叶野螟成虫腺体性信息素提取

在上述试验基础上,以 3 日龄处女雌蛾 50 头为试虫,于暗期雌蛾求偶高峰时间段提取性信息素。在解剖镜下用手轻轻挤压雌蛾腹部,迫使其露出性信息素腺体,将雌蛾尾尖第 8 和 9 腹节之间的节间膜用解剖刀切下,置入装有正己烷的标样瓶中浸泡 5 min,取出腺体,最后将浸泡液用高纯氮气浓缩成 1 FE/μL,保存在 -20℃ 的冰箱里以备用于测定雄蛾的行为反应。

1.4　性信息素生物活性测定

在暗期雌蛾求偶高峰时间段,温湿度分别为 26±2℃ 和 80%±10%,将 2-3 日龄活力很强的 50 头雄蛾放入 Y 型嗅觉仪内(直径 4 cm,主管长 40 cm,两臂分别长 20 cm),嗅觉仪一臂通过气流带入性腺提取物的气味,另一臂带入正己烷气味作对照,气流速度控制在 4 L/min(Ambrogi, 2009),两臂空气流均经过活性炭过滤。5 min 后观察并记录雄蛾的性行为反应,然后交换气味源再观察记录一次。试验中只有完全留在两臂内的雄蛾才进行统计。

1.5　腺体标本制备及观察

分别取羽化后 3 d 的雌蛾 20 头,于暗期雌蛾求偶高峰时间段,轻挤压雌蛾腹部使其腹尖末端完全裸露,在第 7 节处用细绳扎紧,然后在结扎部位前方剪下腹尖部分,先用生理盐水冲洗,一部分用作显微拍摄,另一部分再用 5% 的戊二醛固定 3 h,磷酸缓冲液冲洗 3 次,最后用 6 个梯度(30%,50%,70%,80%,90% 和 100%)乙醇逐级脱水,各梯度均脱水 30 min,CO_2 临界点干燥 2 h。在双目解剖镜下小心地将性腺固定在贴有双面胶带的样品台上,再放入真空镀膜仪中干燥 3~4 h,旋转镀金-钯合金膜,膜厚 200 A,然后在 KYKY-1000B 型扫描电镜(北京中科科仪技术发展有限责任公司)下观察,加速电压 20 kV。

1.6　数据处理

采用 Excel 及 SPSS17.0 软件对文中数据进行统计分析。对于竹织叶野螟不同日龄间雌蛾求偶起始时间、终止时间及持续时间的比较,采用邓肯氏新复极差法进行差异显著性检验。

2　结果与分析

2.1　竹织叶野螟成虫求偶行为观察

2.1.1　雌蛾求偶行为:通过室内饲养成虫的观察,结果表明:正常雌蛾没有外界刺激均能自发求偶,且求偶行为的发生有一定的程序性。

首先是雌蛾缓慢绕瓶壁爬行而趋向静息,两翅由先前的屋脊状逐渐呈"八"字形展开,前后足向内收拢,一起将腹部支撑起来,整个身体呈前低后高的静止状态。

然后,产卵器稍外伸,露出椭球状性信息素腺体,在此期间,偶有产卵器伸缩现象,这一过程历时 10~30 min 不等。

最后,产卵器全部外伸,性信息素腺体完全翻出后,产卵器又逐渐向下前方弯曲,弯曲角度由小至大,直至直角,此时可见晶莹剔透的乳白色性外激素腺体,蛾体仍然静止不动出现稳定的典型求偶姿态(图 1:A)。若不受其他干扰,雌蛾这种状态可持续 0.5~5 h 不等。

2.1.2　雄蛾求偶行为:单独隔离的雄蛾未观察到求偶行为,但雌雄成对饲养的雄蛾容易受求偶雌蛾的激发,其行为反应也有一定的程序性。

先是雄蛾触角从贴身平伏逐渐上举,再向左右张开,进而来回摆动,处于兴奋状态。

接着雄蛾由静止状态开始展翅,爬行,转而振翅扑动再发展为快速振翅,企图追逐异性,表现为高度兴奋(图 1:B)。

最终,经搜索到雌蛾后,在其周围盘旋,腹部不断左右弯曲摆动,打开味刷,伸出阳茎,试图抱握交配,表现出极度兴奋状态(图 1:C)。

2.2　竹织叶野螟雌蛾求偶的动态节律

竹织叶野螟雌蛾白天不求偶,求偶只发生在熄灯后,在一个暗期内不同时刻的求偶行为呈现出明显的动态节律(图 2)。在暗期开始后的前 2 h 内有极少量的雌蛾出现求偶行为,0.5 和 1.5 h 时求偶率分别仅为 0.58% 和 0.87%,接下来 3 h 内求偶率虽有波动,但上升趋于平缓;从暗期第6小时开始,求







图 1 竹织叶野螟求偶行为

Fig. 1 Calling behavior of *Algedonia coclesalis* adults

A：雌蛾求偶 Female adult in calling; B：高度兴奋的雄蛾 Male adult in a high pitch of excitement; C：极度兴奋的雄蛾 Male adult in a tremendous state of excitement; gl：性信息素腺体 Sex pheromone-producing gland.

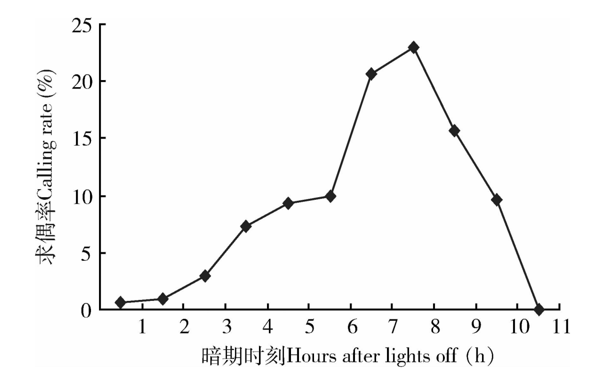


图 2 暗期不同时刻竹织叶野螟雌蛾的求偶率

Fig. 2 Calling rate of female adults of *Algedonia coclesalis* throughout the entire scotophase

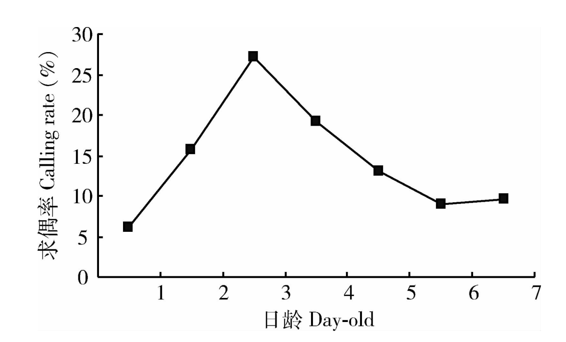


图 3 不同日龄竹织叶野螟雌蛾的求偶率

Fig. 3 Calling rate of female adults of *Algedonia coclesalis* at different ages in the scotophase

偶率迅速上升，并在暗期 7－8 h 达到高峰；达到求偶高峰后，雌蛾求偶率即迅速下降，至 10 h 求偶率下降到 9.62%，仍稍高于 5 h 的 9.33%，亮灯后，所有雌蛾停止求偶。

不同日龄竹织叶野螟雌蛾求偶行为也呈现一定的动态节律（图 3）。1 日龄雌蛾的平均求偶率最低，为 6.21%，其后，随着日龄的增加，雌蛾平均求偶率迅速上升，到 3 日龄达到最高，为 27.11%，而后逐渐下降至 6 日龄的 9.04%，至 7 日龄时求偶率又稍升高至 9.62%。

由图 4 可以看出，1 日龄竹织叶野螟雌蛾的平均求偶起始时间（8 h）和终止时间（8.83 h）均显著迟于 5，6 和 7 日龄（$P<0.05$），2－7 日龄间的差异则不显著（$P>0.05$），但从 2 日龄开始整体呈先增加后降低的趋势，从 4 日龄起，随雌蛾日龄的增加，其平均求偶起始时间和终止时间均逐渐提前。从平均求偶持续时间来看，1 日龄雌蛾平均求偶持续时

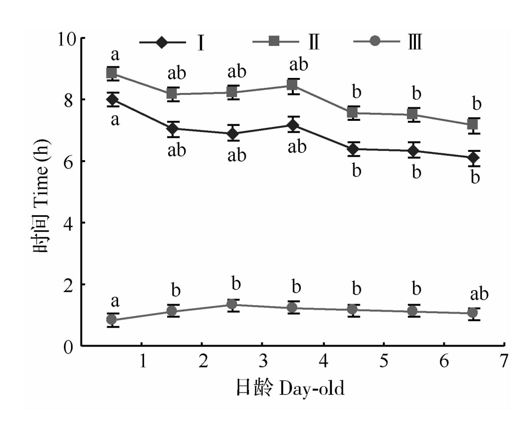


图 4 不同日龄竹织叶野螟雌蛾的求偶起始时间、终止时间及持续时间

Fig. 4 Onset time, end time and duration for calling of female adults of *Algedonia coclesalis* at different ages

Ⅰ：平均求偶起始时间 Mean calling onset time; Ⅱ：平均求偶终止时间 Mean calling end time; Ⅲ：平均求偶持续时间 Mean calling duration. 图中数为平均值 ± 标准误；同系列不同字母表示差异显著（邓肯氏新复极差法）（$P<0.05$）。Data in the figure are mean ± *SE*, and different letters for the same item indicate significant difference at the 0.05 level (Duncan's new multiple range test).

间最短仅为 0.83 h，其后随日龄增加而逐渐延长，以 3 日龄雌蛾求偶持续时间最长（1.31 h）；3 日龄后，竹织叶野螟雌蛾求偶持续时间逐渐下降，至 7 日龄降为 1 h；1 日龄雌蛾平均求偶持续时间与 2 – 6 日龄雌蛾间存在显著差异（$P < 0.05$），而 2 – 7 日龄间差异不显著（$P > 0.05$）。综合分析表明，3 日龄雌蛾平均求偶持续时间最长，求偶率也最高，说明竹织叶野螟雌蛾求偶的最活跃日龄为 3 日龄。

2.3　竹织叶野螟成虫性信息素活性测定

当 Y 型嗅觉仪气流打开后，中央臂内的雄蛾产生一系列的行为反应：先静止数分钟，然后不停展翅，逐渐移向带有性腺提取物的一臂，随气流的持续，进而又不断打开味刷，伸出阳茎，做出预交尾姿势。这与前期室内观察竹织叶野螟求偶行为实验中，雄蛾表现出的行为一致。两臂气味源交换后，雄蛾表现出相同的性行为，仍然是装有性腺提取物的一臂引诱雄蛾的数量明显多于正己烷引诱雄蛾的数量（$\chi^2 = 4.486$，$df = 1$，$P = 0.034$）。5 min 后，75% 的雄蛾停留在含性腺提取物气味的一臂，而留在正己烷气味臂内的仅 20%，可见，竹织叶野螟性腺提取物有很强的性信息素活性，说明该虫腹部第 8 – 9 节节间膜上分布大量性信息素腺体。

2.4　竹织叶野螟雌蛾性信息素分泌腺的分布位置

成熟的竹织叶野螟性信息素腺体十分发达，位于雌蛾腹部第 8 – 9 节节间膜上，腺体自然状态下随第 8 腹节套缩于第 7 腹节内。在显微镜下观察腺体，当在腹部稍加压时，节间膜略翻，背面可见大小不等类似算盘籽粒的两个半球体（图 5：A），随着压力增大致使腺体全部外翻，后方的椭球体逐渐展开，此时可见竹织叶野螟节间膜由两部分组成，即位于膜背面靠前方的椭球体伸展成的月牙体和环绕整个腹节的囊状体（图 5：B）。月牙体较充盈，囊状体却极易收缩，尤其腹面的囊状体上具很多褶皱（图 5：C），从肛瓣俯视时，能明显看到完整环绕腹节的乳白色囊状体（图 5：D），即为竹织叶野螟的性信息素腺体。

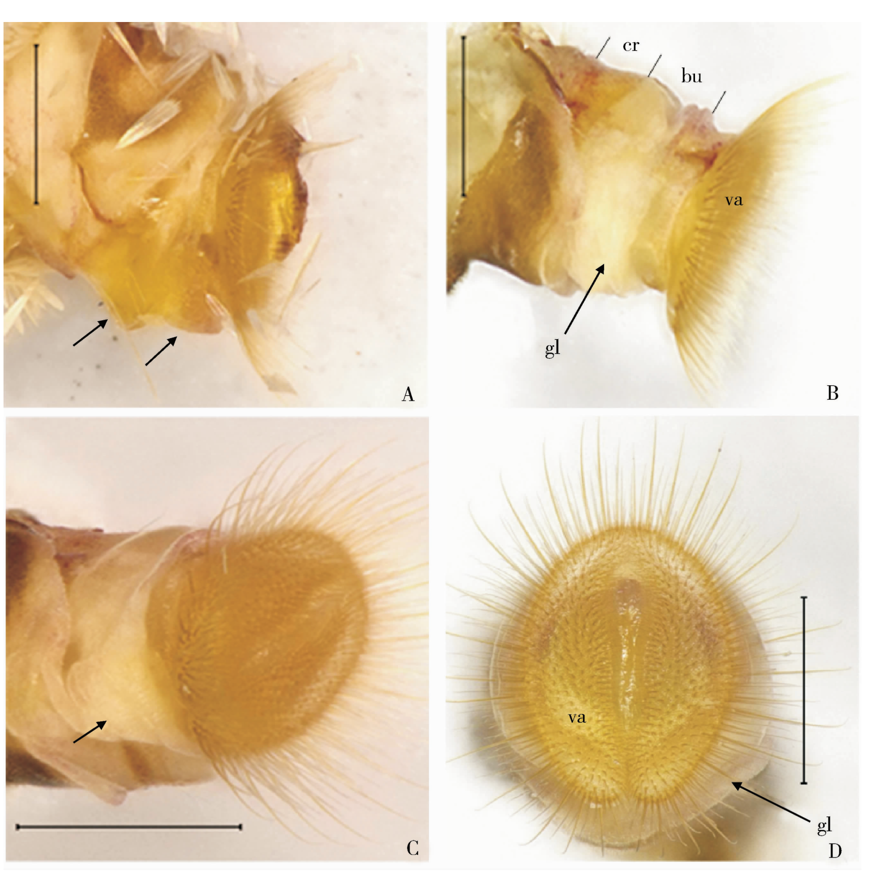


图 5　竹织叶野螟雌蛾性信息素腺体

Fig. 5　Sex pheromone glands of *Algedonia coclesalis* female adults

A：节间膜略翻 Slight eversion of intersegmental membrane（箭头示两个半球体 Arrows show the two hemispheres）；B：节间膜全部外翻瓣 Entire eversion of intersegmental membrane；C：腹面囊状体 Ventral bursa（箭头示 Indicated by the arrow）；D：性信息素腺体俯视图 Vertical view of the sex pheromone glands. gl：性信息素腺体 Sex pheromone gland；cr：月牙体 Crescent；bu：囊状体 Bursa；va：产卵瓣 Valvula. 标尺 Scale bars = 0.5 mm.

2.5 竹织叶野螟雌蛾性信息素腺体的超微结构

扫描电镜下全面观察腺体,月牙体较丰满,表面相对光滑(图6:A),在第8和9腹节的节间膜背方呈一新月形隆起物,腹中线处最宽,向两侧逐渐变窄,这一结构和枣尺蛾 *Chihuo zao*(周淑辉和韩桂彪,2005)的相似。月牙体最宽处的顶端生有6根刺形感器(图6:B),两侧各生一根刺形感器(图6:C, D),酷似该成虫触角上着生的刺形感器(刘曼等,2013)。月牙体与其后囊状体连接的一侧,均匀环生有小突起和刺状物(图6:E)。

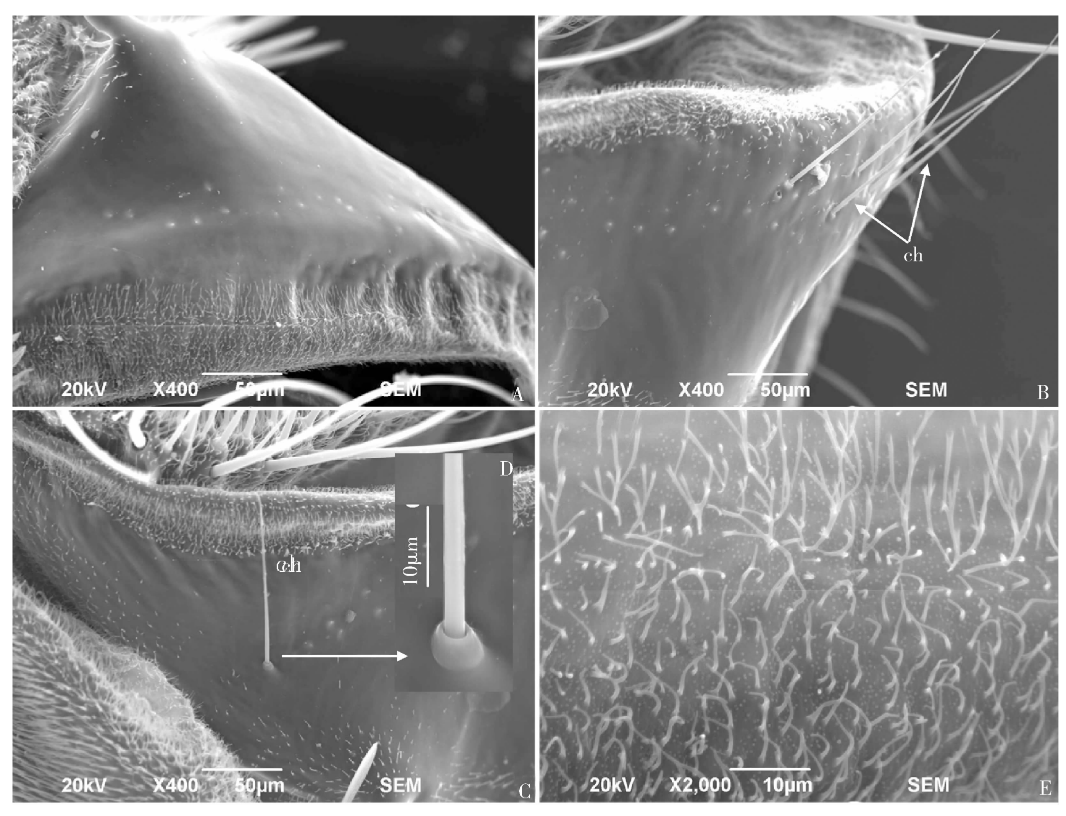


图6 竹织叶野螟雌蛾性信息素腺体扫描电镜观察(示月牙体)

Fig. 6 Scanning electron microscope images of the sex pheromone glands of *Algedonia coclesalis* female adults (showing crescent)

A: 相对光滑的月牙体表面 Relatively smooth surface of crescent; B: 月牙体顶端的刺形感器 Sensilla cheatica at the top of crescent; C: 月牙体两侧的刺形感器 Sensilla cheatica on either side of crescent; D: 放大的刺形感器 Amplified sensilla cheatica; E: 环生于月牙体的小突起和刺状物 Papillae and thorn-like objects encompassing the side of crescent. ch: 刺形感器 Sensilla cheatica.

节间膜腹面的囊状体具复杂的波纹褶皱和起伏,扫描电镜下大体呈3个褶皱区(图7:A),每段表面形态特征各有差异。第1褶皱面积最大,其上布满刺状物,未发现乳状突起物,刺状物顶端无孔,靠近第8腹节处有一定程度的骨化(图7:B),往后骨化渐消失(图7:C);第2和第3褶皱区密布乳突和小刺(图7:D),这些乳突又和小刺一起组成一个个圆丘状的大突起,堆积在腺体表面,圆丘之间有空隙,致使整个腺体表面凹凸不平;圆丘在第2褶皱上呈线性排列,但不规则(图7:E),到第3褶皱区,圆丘就呈规则的纵向线性排列,各列之间有凹陷沟(图7:F)。第2和第3褶皱间的凹陷处同样密集生有乳状突和小刺,不同的是小刺基部比较饱满如同锥子(图8:A)。第2和3褶皱区域上的小刺顶端有孔(图8:B),乳状突只延伸到第3褶皱区域,第9腹节和产卵瓣上均无乳突着生(图8:C, D)。

节间膜背面的囊状体一般折叠在环状体下面,腺体完全外翻时可见其褶皱程度没有腹面的明显,其表面的乳突和小刺排列方式和腹面的第3褶皱类似,也是纵向排列(图8:E, F)。扫描电镜的结果也证实,竹织叶野螟的性信息素腺体是环生于腹节的囊状体,其独特的褶皱、凹陷沟和突出体都大大增加了腺体表皮的面积,更有利于雌蛾求偶过程中性信息素充分释放到空气中。

3 结论与讨论

本实验研究了竹织叶野螟的求偶行为及其性信

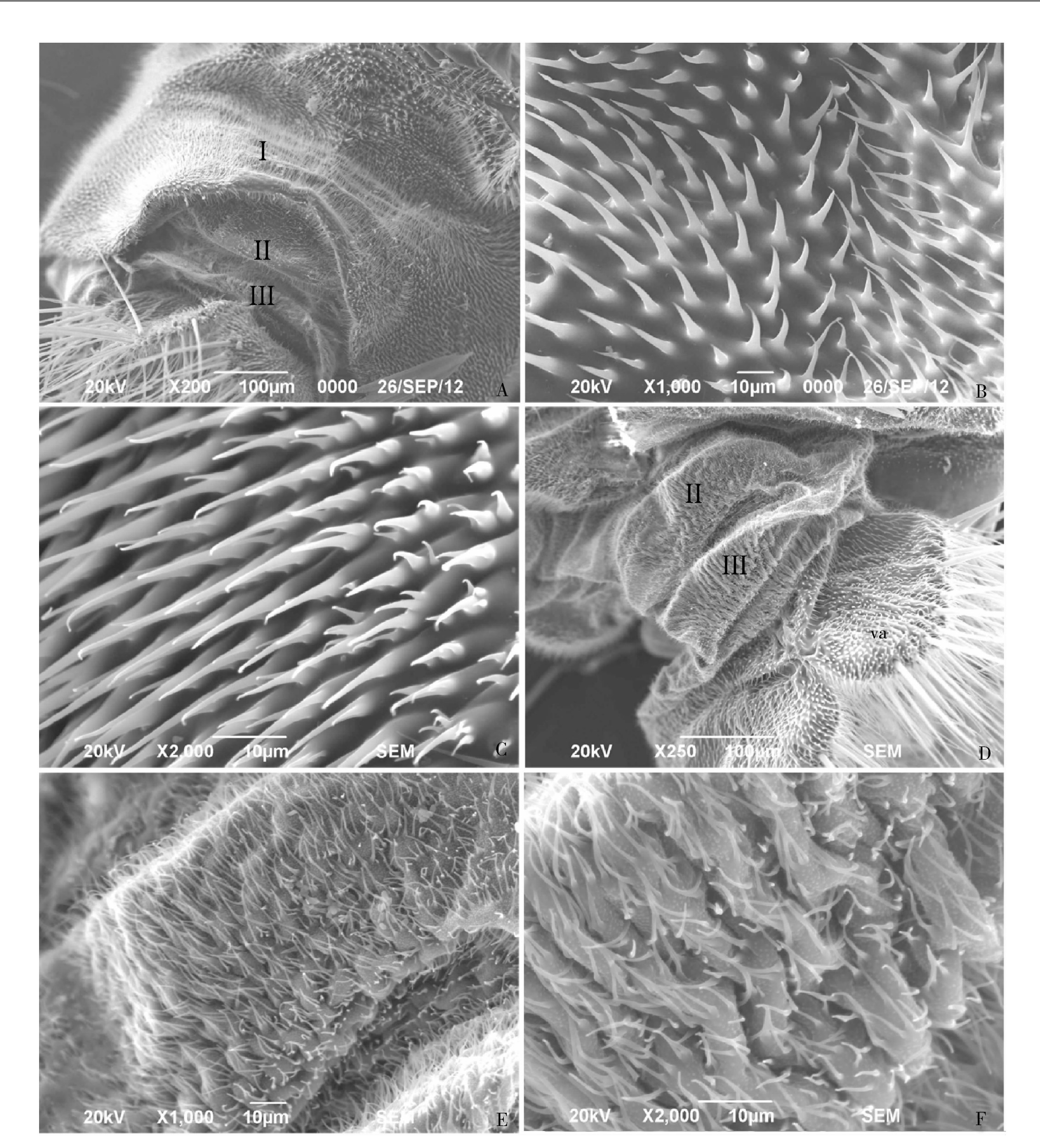


图 7 竹织叶野螟雌蛾性信息素腺体扫描电镜观察(示囊状体)

Fig. 7 Scanning electron microscope images of the sex pheromone glands of *Algedonia coclesalis* female adults (showing bursa)

A: 腹面囊状体皱缩成 3 个褶皱区 Three wrinkled regions in ventral bursa (Ⅰ: 第 1 褶皱区 1st wrinkled region; Ⅱ: 第 2 褶皱区 2nd wrinkled region; Ⅲ: 第 3 褶皱区 3rd wrinkled region); B: 骨化的第 1 褶皱区表面 Sclerotized surface of the 1st wrinkled region; C: 未骨化的第 1 褶皱区表面 Non-sclerotized surface of the 1st wrinkled region; D: 腹面囊状体第 2 和 3 褶皱区 2nd and 3rd wrinkled regions in ventral bursicle; E: 第 2 褶皱区表面 Surface of the 2nd wrinkled region; F: 第 3 褶皱区表面 Surface of the 3rd wrinkled region. va: 产卵瓣 Valvula.

息素腺体。结果表明,竹织叶野螟雌雄蛾求偶均有一定的程序性,但雌蛾求偶行为是自发主动的,而雄蛾的行为是性信息素诱发的; 竹织叶野螟雌蛾的求偶高峰期在暗期 7 - 8 h,3 日龄雌蛾的求偶活性最高; 竹织叶野螟性外激素腺体是由第 8 - 9 节节间膜特化而成,是一个完整的环状上皮结构。研究结果对了解竹织叶野螟性信息素产生和释放的时辰节律,改进性信息素的提取和鉴定有一定的指导意义。

竹织叶野螟雌蛾的求偶率和求偶持续时间,从 1 - 7 日龄,整体呈先升高后降低的趋势,3 日龄达到高峰。4 日龄以后,随蛾龄增长,平均求偶起始时间逐渐提前,平均持续时间和求偶率均呈缩短和降低趋势,说明该虫求偶活性与蛾龄密切相关。这与很多蛾类昆虫如甜菜夜蛾 *Podoptera exigua* (Dong and Du, 2001)、斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* (孙凡等, 2002)、樟巢螟 *Oahaga achatina* (王焱等, 2009)、豇

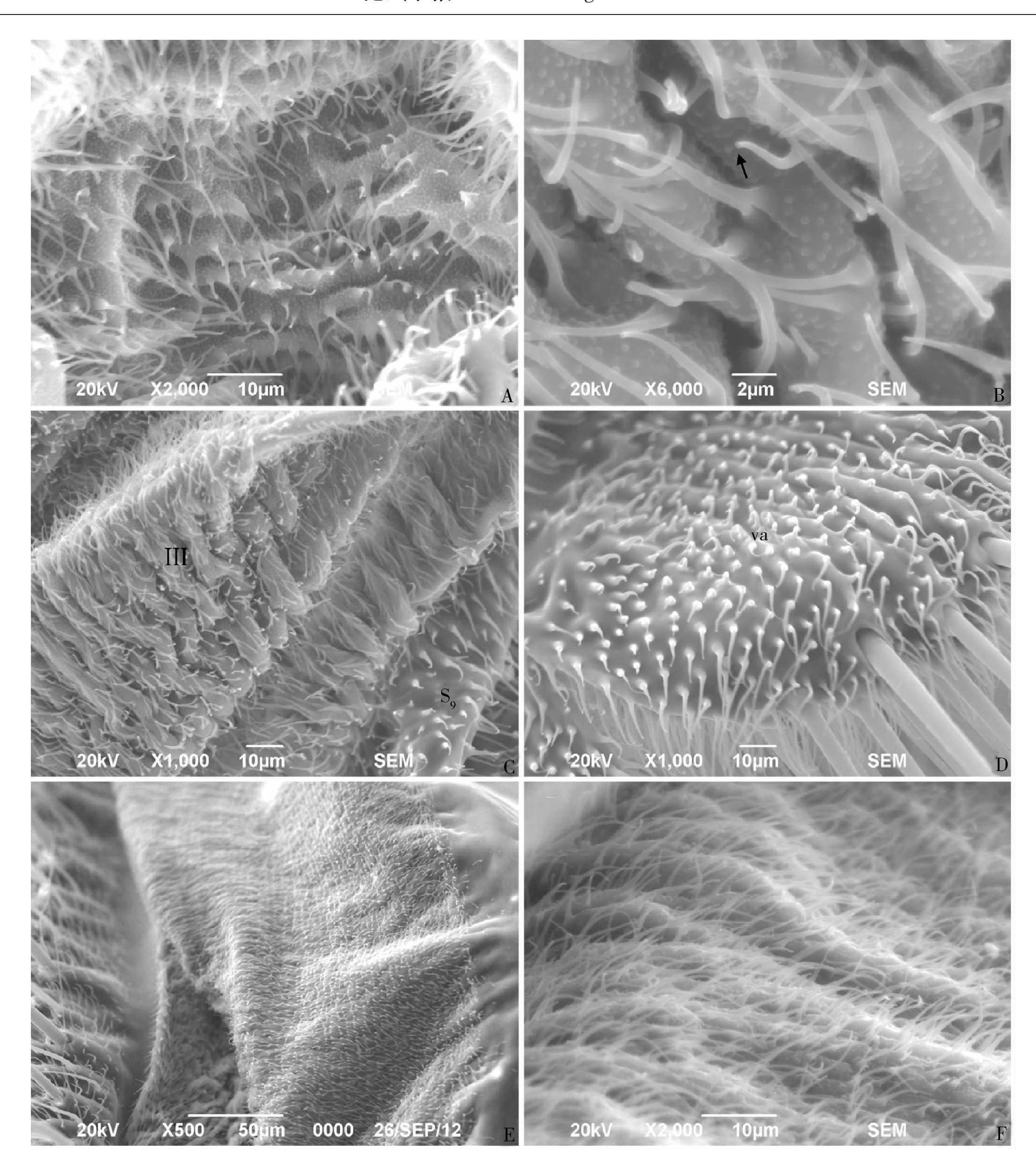


图 8 竹织叶野螟雌蛾性信息素腺体扫描电镜观察(示囊状体)

Fig. 8 Scanning electron microscope images of the sex pheromone glands of *Algedonia coclesalis* female adults (showing bursa)

A: 第 2 和第 3 褶皱区之间的凹陷处 Cavity between the 2nd and 3rd wrinkled region; B: 刺状物顶端的开口 Aperture at the top of spine-like object (箭头示 Indicated by the arrow); C: 只延伸到第 3 褶皱区的乳突,第 9 腹节上无乳突 Papillae distributed throughout the 3rd wrinkled region, not in the 9th abdominal segment (Ⅲ: 第 3 褶皱区 3rd wrinkled region); D: 产卵瓣表面无乳突分布 No papillae are distributed in the valvula; E: 背面囊状体 Dorsal bursa; F: 背面囊状体表面的乳突和刺状物 Papillae and spine-like objects on the dorsal bursa surface. S_9: 第 9 腹节 9th abdominal segment; va: 产卵瓣 Valvula.

豆荚螟 *Maruca vitrata*(温衍生等,2009)等的研究结果相似。然而,因雌蛾羽化后性成熟的早晚不同,求偶高峰日龄在不同种类间也会有一定的提前或推迟,如豆野螟 *Maruca testulalis*(廖凌云和文礼章,2007)和粘虫 *Mythimna separata*(崔金杰,1993)的求偶高峰是 5 日龄成虫。性成熟后的蛾类,在整个暗期内的求偶也有一定的节律。本研究中竹织叶野螟求偶高峰期在暗期 7 – 8 h,这与其他螟蛾差别不大,基本都在暗期 5 h 以后(王焱等,2009;温衍生等,2009)。而且 Heath 等(1991)和 Ambrogi 等(2009)曾报道大多数蛾类求偶行为的发生与昆虫性外激素的合成和释放在时间上是吻合的,因此可依据竹织叶野螟求偶高峰来确定性信息素合成和释放的高峰期,更好地指导性信息素的提取和分离。

竹织叶野螟性信息素腺体位于第 8 和 9 节节间膜上,是一个完整的环状结构。类似的结构曾发现

于夜蛾科的棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 和美洲棉铃虫 *Heliothis armigera*、枯叶蛾科的森林天幕毛虫 *Malacosoma disstria* 和绵山天幕毛虫 *Malacosoma rectifascia*、斑螟科的干果螟 *Vitula edmandsae*、举肢蛾科的核桃举肢蛾 *Atrijuglans hetaohei* 等昆虫中（Jefferson *et al.*, 1968；Weatherston and Percy, 1968；Percy and Weatherston, 1971；张善干等, 1995；郝兴宇,2005；李咏玲,2008），却不同于螟蛾科昆虫的背囊状（王良臣,1978；王良臣,1981；周芬薇,1983；卢爱平,1988；张善干,1989；田宇和刘孟英,1990；Ma and Roelofs, 2002）。就腺体表面的超微结构看，与棉红铃虫 *Pectinophora gossypiella*（吴载宁和戴季达,1985）的腺体表面结构非常相似，都着生有乳突和刺状物，且刺状物顶端有孔，我们断定是性信息素的释放孔。有研究证实，基部饱满刺状物（杨美红等,2011）和乳突（Boi *et al.*, 2009）是性信息素腺体细胞所在处，本研究中这两种结构仅分布在竹织叶野螟的囊状体上，至于腺体细胞的分布还有待于进一步探索。

昆虫性信息素腺体是昆虫求偶过程通讯系统的主要组成部分，是化学性信息素的生物合成和释放器官。通过明确性信息素分泌腺体的位置及表面形态结构，有助于性信息素物质的准确提取和化学结构鉴定。在获得了性信息素的组成和化学结构后，就有可能通过人工合成大量的性诱剂来诱杀竹织叶野螟雄虫，以减少成虫交配几率降低产卵量，从而减轻竹织叶野螟对寄主的危害。

致谢　在本文英文摘要的写作过程中，贵州大学郅军锐教授提出了宝贵修改建议，谨致谢忱！

参考文献（References）

Ambrogi BG, Fonseca MG, Coracini MDA, Zarbin PHG, 2009. Calling behaviour and male response towards sex pheromone of poplar moth *Condylorrhiza vestigialis* (Lepidoptera: Crambidae). *J. Pest Sci.*, 82: 55－60.

Boi M, Quartu M, Serra MP, Solari P, Melis T, Fiacco MD, 2009. The pheromonal gland of *Lymantria dispar*: morphology and evidence for its innervation. *J. Morphol.*, 270: 442－450.

Castrejon Gómez CR, Rojas JC, 2006. Calling behavior of *Zamagiria dixolophella* (Lepidoptera: Pyralidae). *Fla. Entomol.*, 89: 83－84.

Cui JJ, 1993. Observation on the courtship behaviour of *Mythimna separata* (Walker) at adult stage. *Journal of Henan Vocation-Technical Teachers College*, 21(4): 11－13. [崔金杰, 1993. 粘虫成虫求偶行为观察. 河南职技师院学报, 21(4): 11－13]

Dinesh AS, Venkatesha MG, 2013. Analysis of the territorial, courtship and coupling behavior of the hemipterophagous butterfly, *Spalgis epius* (Westwood) (Lepidoptera: Lycaenidae). *J. Insect Behav.*, 26 (2): 149－164.

Dong SL, Du JW, 2001. Diel rhythms of calling behavior and sex pheromone production of beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). *Entomol. Sin.*, 8: 89－96.

Eiras AE, 2000. Calling behavior and evaluation of sex pheromone glands extract of *Neoleucinodes elegantalis* Guenée (Lepidoptera: Crambidae) in wind tunnel. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 29: 453－460.

Gan YL, Wang XW, Zhang YH, Liu MY, 1996. Ultrastructures of the sex-pheromone-producing gland in *Mythimna separata*. *Acta Zoologica Sinica*, 42(2): 119－122. [甘雅玲, 汪新文, 张玉华, 刘孟英, 1996. 粘虫性信息素分泌腺的超微结构. 动物学报, 42(2): 119－122]

Hao XY, Zhang JT, Wang R, Cao TW, 2005. Scanning electron microscopic observation of sex pheromone communication system in *Atrijuglans hetaohei* Yang. *Journal of Shanxi Agricultural University*, 25(4): 353－354. [郝兴宇, 张金桐, 王瑞, 曹天文, 2005. 核桃举肢蛾性信息素通讯系统扫描电镜观察. 山西农业大学学报, 25(4): 353－354]

Heath RR, Mclaughlin JR, Proshold F, 1991. Pefiodicity of female sex pheromones titer and release in *Heliothis subflexa* and *H. virescens* (Lepidoptera: Noctuidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 84: 182－189.

Howlader MA, Gerber GH, 1986. Calling behavior of the bertha armyworm *Mamestra configurata* (Lepidoptera: Noctuidae). *Can. Entomol.*, 118: 735－743.

Jefferson RN, Shorey HH, Rubin RE, 1968. Sex pheromones of noctuid moths. XVI. The morphology of the female sex pheromone glands of eight species. *Annals of the Entomological Society of America*, 61 (4): 861－865.

Jing XY, Liu HX, Liu JL, Zhang JT, 2012. Scanning electron microscopic observation on the sex-pheromonal communication system of *Holcocerus arenicola*. *Journal of Chinese Electron Microscopy Society*, 31(3): 257－264. [荆小院, 刘红霞, 刘金龙, 张金桐, 2012. 沙柳木蠹蛾性信息素通讯系统的扫描电镜观察. 电子显微学报, 31(3): 257－264]

Klun JA, 1968. Isolation of a sex pheromone of the European corn borer. *J. Econ. Entomol.*, 61: 484－485.

Li YL, Cao TW, Wang R, Han FS, Zhang JT, 2008. Scanning electron microscopic observation of sex pheromone communication system in *Malacosoma rectifascia* Lajonquère. *Journal of Shanxi Agricultural University*, 28(1): 339－441. [李咏玲, 曹天文, 王瑞, 韩福生, 张金桐, 2008. 绵山天幕毛虫性信息素通讯系统扫描电镜观察. 山西农业大学学报, 28(1): 339－441]

Li YL, Cao TW, Wang R, Han FS, Zhang JT, 2010. Calling and mating behavior of *Malacosoma rectifascia* Lajonquère. *Agricultural Science & Technology*, 11(1): 69－72. [李咏玲, 曹天文, 王瑞, 韩福生, 张金桐, 2010. 绵山天幕毛虫求偶和交配行为研究. 农业科学与技术, 11(1): 69－72]

Liao LY, Wen LZ, 2007. Mated regularity of female *Maruca testulalis* Gerer. *Hunan Agricultural Science*, (4): 132－134. [廖凌云, 文礼章, 2007. 豇豆荚螟雌蛾交配规律的研究. 湖南农业科学, (4): 132－134]

Liu M, Ren CG, Yang MF, Yao SL, Xu SY, 2013. Ultrastructures of

the antennal sensilla in *Algedomia coclesalis*. *Scientia Silvae Sinicae*, 49(9): 107 – 111. [刘曼, 任春光, 杨茂发, 姚松林, 徐思远, 2013. 竹织叶野螟触角感器的超微形态特征. 林业科学, 49(9): 107 – 111]

Liu M, Yang MF, Li JW, 2009a. The threshold temperature and effective accumulated temperature of *Algedonia coclesalis*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 46(1): 61 – 64. [刘曼, 杨茂发, 李继伟, 2009a. 竹织叶野螟发育起点温度和有效积温. 昆虫知识, 46(1): 61 – 64]

Liu M, Yang MF, Ren CG, Sang WJ, Yao SL, 2009b. Biology character and control of *Algedonia coclesalis*. *Guizhou Agricultural Sciences*, 37(7): 78 – 80. [刘曼, 杨茂发, 任春光, 桑维钧, 姚松林, 2009b. 竹织叶野螟的生物学特性及防治. 贵州农业科学, 37(7): 78 – 80]

Liu M, Yang MF, Sang WJ, Yi ZG, 2012. Life table of experimental population of *Algedonia coclesalis* Walker. *Journal of Bamboo Research*, 31(2): 20 – 23. [刘曼, 杨茂发, 桑维钧, 易筑刚, 2012. 竹织叶野螟实验种群生命表研究. 竹子研究汇刊, 31(2): 20 – 23]

Lu AP, 1988. A study on the sex pheromone-producing gland of *Chilo venosatus* Walker. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 1(2): 126 – 129. [卢爱平, 1988. 甘蔗条螟性外激素分泌腺的研究. 中山大学学报, 1(2): 126 – 129]

Ma PWK, Roelofs WL, 2002. Sex pheromone gland of the female European corn borer moth, *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera, Pyralidae): ultrastructural and biochemical evidences. *Zoological Science*, 19: 501 – 511.

Percy JE, Weatherston J, 1971. Studies of physiologically active arthropod secretion. IX. Morphology and histology of the pheromone-producing glands of some female Lepidoptera. *Can. Entomol.*, 103(12): 1733 – 1739.

Raina AK, Wergin WP, Murphy CA, Erbe EF, 2000. Structural organization of the sex pheromone gland in *Helicoverpa zea* in relation to pheromone production and release. *Arthrop. Struct. Dev.*, 29: 343 – 353.

Raspotnig G, Schicho R, Stabentheiner E, Magnes C, Stelzl M, 2003. Morphology of female sex pheromone gland in the horse chestnut leafminer *Cameraria ohridella* (Lep., Gracillariidae). *J. Appl. Entomol.*, 127: 121 – 126.

Sun F, Hu YY, Du JW, 2002. The sex pheromone communication system of *Spodoptera litura* (Fabricius). *Acta Entomologica Sinica*, 45(3): 404 – 407. [孙凡, 胡隐月, 杜家纬, 2002. 斜纹夜蛾性信息素通讯系统. 昆虫学报, 45(3): 404 – 407]

Tian Y, Liu MY, 1990. Location and ultrastructures of the sex pheromone-producing gland in *Dichcrocis punctiferali*. *Acta Entomologica Sinica*, 33(2): 254 – 256. [田宇, 刘孟英, 1990. 桃蛀螟性外激素分泌腺的研究. 昆虫学报, 33(2): 254 – 256]

Wang LC, 1978. Histological study of the sex pheromone glands of *Ostrinia furnacalis* Guenée. *Entomological Knowledge*, 15(6): 187 – 189. [王良臣, 1978. 玉米螟性外激素腺体组织学研究. 昆虫知识, 15(6): 187 – 189]

Wang LC, 1981. Sex pheromone and development of sex pheromone glands of *Chilo suppressalis* Walker. *Entomological Knowledge*, 18(1): 34 – 36. [王良臣, 1981. 二化螟性外激素与其腺体的发育. 昆虫知识, 18(1): 34 – 36]

Wang Y, Wang GP, Mu LF, Dong SL, 2009. Calling and mating behaviors of adult *Orthaga achatina* (Lepidoptera: Pyralidae). *Chinese Journal of Applied Ecology*, 20(11): 2768 – 2772. [王焱, 王桂平, 穆兰芳, 董双林, 2009. 樟巢螟成虫的求偶及交配行为. 应用生态学报, 20(11): 2768 – 2772]

Weatherston J, Percy JE, 1968. Studies of physiologically active arthropod secretions I. Evidence for a sex pheromone in female *Vitula edmandsae* (Lepidoptera: Phycitidae). *Can. Entomol.*, 100(10): 1065 – 1070.

Wen YS, Luo DQ, Zhao DX, 2009. Courtship and mating behaviors of the female and male moths of *Maruca vitrata* (Fabricius) and their influential factors. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 30(12): 1870 – 1874. [温衍生, 罗大全, 赵冬香, 2009. 豇豆荚螟雌雄蛾求偶交配行为及其影响因子研究. 热带作物学报, 30(12): 1870 – 1874]

Wu ZN, Dai JD, 1985. An observation with scanning electron microscopic on the surface of the sex gland of pink bollworm. *Contr. Shanghai Inst. Entomol.*, 5: 347 – 350. [吴载宁, 戴季达, 1985. 棉红铃虫性信息素腺体的扫描电镜观察. 昆虫学研究集刊, 5: 347 – 350]

Xiao GR, 1992. Forest Insects of China. 2nd ed. China Forestry Press, Beijing. 853. [萧刚柔, 1992. 中国森林昆虫(第 2 版). 北京: 中国林业出版社. 853]

Xu TS, Wang HJ, 2004. Main Pests of Bamboo in China. China Forestry Press, Beijing. 76 – 77. [徐天森, 王浩杰, 2004. 中国竹子主要害虫. 北京: 中国林业出版社. 76 – 77]

Yang MH, Zhang JT, Fan LH, Liu HX, Luo YQ, Zong SX, Cao CJ, 2011. Ultrastructural observation of the sex pheromone communication system in *Holcocerus vicarious* (Walker) (Lepidoptera: Cossidae). *Acta Entomologica Sinica*, 54(5): 522 – 530. [杨美红, 张金桐, 范丽华, 刘红霞, 骆有庆, 宗世祥, 曹川健, 2011. 榆木蠹蛾性信息素通讯系统的超微结构观察. 昆虫学报, 54(5): 522 – 530]

Zhang SG, Zhang YH, Chen DM, 1989. The morphology and structure of the sex pheromone glands of *Tryporyza intaca* Snellen and *Chilo infuscatellus* Snellen. *Acta Entomologica Sinica*, 32(1): 80 – 82. [张善干, 张玉华, 陈德明, 1989. 红尾白螟和二点螟性外激素分泌腺的形态构造. 昆虫学报, 32(1): 80 – 82]

Zhang SG, Zhang YH, Ren SZ, Chen DM, 1995. A study on the sex pheromone-producing gland of the cotton bollworm *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Entomologica Sinica*, 38(2): 184 – 187. [张善干, 张玉华, 任世珍, 陈德明, 1995. 棉铃虫性外激素分泌腺的研究. 昆虫学报, 38(2): 184 – 187]

Zhou FW, Liu XQ, Yang WD, Lin RP, 1983. Histological observation on the sex pheromone gland of the sugarcane yellow borer (*Argyroploce schistaceana* Snellen). *Journal of South China Agricultural College*, 4: 38 – 42. [周芬薇, 刘秀琼, 杨伟东, 林若平, 1983. 甘蔗黄螟 *Argyroploce schistaceana* (Snellen)雌蛾性外激素腺体不同时期的组织观察. 华南农学院学报(自然科学版), 4: 38 – 42]

Zhou SH, Han GB, 2005. The morphology and structure of the sex pheromone glands of *Chihuo zao* Yang. *Journal of Shanxi Agricultural University*, 4(6): 110 – 111. [周淑辉, 韩桂彪, 2005. 枣尺蛾性信息素腺体的超微结构观察. 山西农业大学学报, 4(6): 110 – 111]

(责任编辑: 袁德成)